



TITLE:

可変戦略を伴う捕食系
(Mathematical Topics in Biology :
'80 December)

AUTHOR(S):

松野, 孝一郎

CITATION:

松野, 孝一郎. 可変戦略を伴う捕食系 (Mathematical Topics in Biology :
'80 December). 数理解析研究所講究録 1981, 420: 15-32

ISSUE DATE:

1981-03

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/102532>

RIGHT:

可変戦略を伴う捕食系

長岡技術科学大学 松野孝一郎

捕食系を記述するために採用されて来ている数理モデルの典型はロトカ・ボルテラ方程式に基づくものであるが、そこでは種間の捕食の強さを規定する相互作用パラメタは未知のままである。この相互作用パラメタは如何にして自らの値を定めているのか？ との問いが提起された時、期待される解答の一つは自然選択を援用する解答である。自然選択によって定められる相互作用パラメタは事後において長時間持続することが判明した捕食系に属する相互作用パラメタである。しかし、自然選択そのものは如何なる捕食系が持続する系として選択されるかを事前に明らかにしてはいない。自然選択の内容が判明となるのはあくまでも事後においてである。捕食系を記述するために定数係数を伴うロトカ・ボルテラ型モデルを採用した時、そのモデルが正当となるための前提は対象となる捕食系が既に長い間自らを持続させていることであり、

不変に留まってることである。

自然環境の下で長時間持続している捕食系が観測される場合には、既に長時間持続している捕食系が与えられたことになっており、種間の捕食の強さを示す相互作用パラメタは自然選択の結果、ある特定の値を持つもののみが存続している。何故他ならぬこの相互作用パラメタ値が選択されたのか？

との問いに対して自然選択はその結果を事後において提供するだけであり、自然選択それ自体はその結果に至る経時過程まで規定しているのではない。自然選択は自然環境系が示す動態を長時間間隔で観測する時に有用となる分析用語であるが、一方、長時間間隔での動態は短時間間隔での経時過程の蓄積である。そのため、自然選択も結果として導く短時間過程は如何なるものであるのか？ という問いが提起されることになる。

自然環境系では既に自然選択の結果が実現されており、今まさに行われつつある自然選択の時定数は観測可能な時間間隔に比して十分に大きいと考えられている。しかし、人工環境系を対象とするならば事情は異なってくる。自由度の多い自然環境系の下では種間の捕食の強さに関して有意差のなが

った個体（遺伝子）が自由度の少ない人工環境下に置かれることにより、有意差を発現する時、実験室において自然選択の経時過程を実現することが可能となると想定される。

実験室での捕食系の一例として藤井宏一が行なった実験では¹⁾、資源を豆、一次消費者を豆象虫、二次消費者を寄生蜂とする捕食系を取り上げている。内田俊郎によって開発された手法に従いながら、藤井は数十世代の交代を含む時間発展の観察の結果からこの捕食系を定数係数を伴うロトカ・ボルテラ型方程式でもってモデル化することの困難さを指摘している。このことから、対象となっている捕食系をロトカ・ボルテラ型の方程式で記述することが直ちに禁止される、ということとは導かれない。指摘されているのは、観測事実を定数係数を伴うロトカ・ボルテラ型方程式でモデル化する時に導入される任意係数が多ければ多い程観測事実をより忠実に反映するが、任意係数を定める枠構はモデル内には内在していないという事実である。しかも、任意定数係数を仮定することは対象となる捕食系が自然選択の結果、既に定数係数を伴う不変な、持続する系に帰着していることをあらかじめ要請したことになる。この理論上の要請に対して、実験室において実現されている人工環境系での捕食系が果して自然選択に

関して不変な，持続する系に至っているか否かは不明である。対象となる捕食系が未だ不変な，持続する系に至っていない時に任意定数係数を伴うロトカ・ボルテラ型数理モデルを強要するならば，自然選択の過程を考慮せず，自然選択の結果のみを要請したことになる。

定数係数を伴うロトカ・ボルテラ方程式によってモデル化された捕食系においては捕食者と被捕食者の行動様態があらかじめ確定しており，捕食者，被捕食者はそれぞれ自らと相手の行動に関して完全なインフォメーションを持っていることと暗黙のうちに含んでいる。種間の捕食の強さを表わす相互作用パラメタが不変であるのは捕食者，被捕食者のいずれもが行動様態を変更しなければならない理由を持ちあわせていないことと含んでいる。行動様態を不変とする捕食者，被捕食者は外部より観察する観察者によって，自然選択の結果，不変な持続する捕食系を構成するに至った，と認められることになる。捕食者，被捕食者にとっての行動様態は捕食者における捕食のための戦略，被捕食者における捕食を回避するための戦略と言え換えられるが，多様な戦略から不変かつ持続する戦略が採用されてくる過程は捕食者，被捕食者が自己，及び，相手の戦略についてどれ程の知識を事前に持ち得

ているかに依存して決まる。捕食者、被捕食者が戦略に関して完全な知識を持ちあわせているならば、系の時間発展において戦略が不規則に変化することはない。全ての戦略が事前にプログラム化されている。事前に全てが判明しているという意味において時間発展は静態過程である。これを数理モデルで記述するならば、定数係数を伴うロトカ・ボルテラ方程式はその一例である。

しかし、捕食者、被捕食者があらかじめ戦略に関して完全な知識を持ちあわせているとの仮定は経時過程としての自然選択の否定を導く。選択そのものは事前になされており、選択の結果として得られたもののみが事後の時間発展の中に現われてくる。この完全知識を前提とする仮定に代って、捕食者、被捕食者は自己、及び、相手方の採用する戦略に関して不完全な知識しか持ちあわせていないとの仮定を採用するならば、事態は一変する。現在に至るまでの自己、及び、相手方の戦略を参照しつつ新たな戦略を採用した時、この戦略が多様な戦略から如何なる理由でもって選択されたにしろ、その選択の結果が観測の対象となる。捕食者、被捕食者が多様な戦略の中から採用すべき戦略を選択しながら、戦略を改変する原因が消失した時、不変な持続する戦略が確立されたこ

とになる。外部の観察者はその結果を自然選択の結果であると見なす。

捕食者、被捕食者は戦略に関して不完全な知識しか持ち得ない時、系の時間発展過程において戦略を変更し得る。相互に干渉し合う捕食者、被捕食者の一方が戦略を変更したため、他方が戦略の変更を余儀なくされる。このことが繰返されることによって系の戦略自体が自律変化を示す。この自律変化が偶々消滅した時には、捕食者、被捕食者が自己、及び、相手方の戦略に関してあたかも完全な知識を持ち、そのため戦略の改変を伴わないかに見える。しかし、不完全知識下での戦略の選択において不変な、持続する戦略が樹立される枠構は完全知識下での不変な戦略決定枠構とは異なっている。完全知識下では不変な、持続する戦略の決定が前提となる完全知識の中で既に与えられているが、不完全知識下では戦略が改変されて行く過程そのものが経時過程を通じて現われる。不変な、持続する戦略はこの戦略改変過程の中で偶々持続する戦略として同定されるものである。

捕食者、被捕食者が捕食系に関して完全な知識を持っている、という仮定は現実の捕食系の限られた局面を抽象したモ

デルに過ぎないが、このモデルの難点は自然選択の過程を時間軸上で再現し得ない点にある。自然選択の過程を再現し得るためには、捕食者、被捕食者における完全知識の前提を撤回しなければならない。完全知識下では自然選択の結果として得られる戦略が既に前提として与えられているが、不完全知識下では戦略を可変とし得る能動者が現われている。能動者である捕食者、被捕食者が如何なる運動ルールに従って戦略を可変とし得るかを明らかにしなければならない。自然選択の結果として導く運動過程を明らかにすることが求められている。定数係数を伴うロトカ・ボルテラ型の数理モデルでは自然選択の結果のみが記述されている。ここでは、捕食者、被捕食者は戦略に関して完全な知識を持ちあわせていると仮定されている。この様に、完全知識の下では不変な、持続する戦略は単なる前提に過ぎないが、不完全知識下での不変な、持続する戦略は運動過程の経時蓄積を介して求められなければならない対象である。

捕食者、被捕食者が戦略に関して完全な知識を持っているならば、自然選択の結果は既にこの完全知識の下で事前に明らかになっているが、完全知識が自然選択を成就するための必要条件であるのではない。完全知識下では捕食者、被捕食

者が獲得している知識を外部の観測者が共有することにより、観測者は自然選択されるべき捕食者、被捕食者での行動様態を確定することが出来る。しかし、自然選択が経時過程であることに留意するならば、捕食者、被捕食者での完全知識の前提は経験事実から離反している。考察されなければならないのは不完全知識下での自然選択過程である。

捕食者、被捕食者に戦略に関しての完全知識を要請し得ないため、観測者は行動様態をあらかじめ確定し得ない。不完全知識は捕食者、被捕食者での戦略に関する不完全知識と、観測者での捕食系に関する不完全知識の双方を含んでいる。捕食者、被捕食者は不完全知識の下にありながら戦略の選択、決定を行なっている。この過程から不変な、持続する戦略が実現して来るならば、それは自然選択の結果であると観察されることになるが、ここでの不変な、持続する戦略とは不完全知識下での戦略の選択、決定の結果でしかない。また、外部の観測者は捕食者、被捕食者が不完全知識下で選択した戦略を理由づけるための規準を持ちあわせていない。捕食者、被捕食者は外部の観測者によって規定されることを回避する能動者となっている。完全知識下でも捕食者、被捕食者は能動者であるが、その行動は全て前もって与えられた完全知

識に従属しており、観測者にとって未知に留まる能動行為が介入する余地はない。一方、不完全知識下では観測者は未知に留まる捕食者、被捕食者での能動行動を可能な限り明確にすることが求められている。

捕食者、被捕食者での戦略の変更は、自らが観察者として戦略の変更の要を認めることと、それに従って実際に能動者として戦略の変更を実践することの両方を含んでいる。観察者であることと戦略の改変を遂行する能動者であることが実は同一者の内に統合されている。観察者が自らを取りまく環境について獲得することの出来る知識は限られているが、その限られた知識に基づきつつ戦略の選択、決定がなされている。

新たに採用される戦略は援用し得る限りでの知識に基づいて選択されているため、時間軸上での戦略の変更頻度はどれ程の未来に関してまで知識を持ち得ているかに依存して定まる。十分遠未来に関してまで知識を持ち得ているならば、戦略の変更頻度はそうでない場合に比して減少する。また、自らを取りまく環境に関する知識を持ちあわせなければならぬ程、そうでない場合に比して戦略の変更のされ方が低減される。

捕食者、被捕食者において自己、及び、相手方に関して持ち得る知識が与えられた時、戦略の変更頻度、戦略の変更のされ方はいずれも可能な限り小さくなっていなければならない。同じ知識が与えられていながら変更頻度、変更のされ方の多い方はその少ない方に比して戦略の選択、決定に際して実際に活用される知識は少ないことになる。より少ない知識が与えられたのと等価となる。それに加えて、捕食者、被捕食者は時間の経過と共に自己、相手方に関する知識量を増大させて行くため、戦略の変更頻度、変更のされ方はいずれも時間と共に減少して行くことになる。捕食者、被捕食者のいずれもが種として選択して来ている戦略は過去に可能となり得た他の戦略を否定したことになる。この否定が捕食者、被捕食者ごとの知識を担っている。

捕食系を十分に抽象化するならば、これは生物質量流のネットワークに擬せられる。ネットワークの各ノードが種としての捕食者、被捕食者を表わしている。捕食者、被捕食者ごとの戦略はノード間の相互作用の強さに集約される。相互作用係数を捕食者、被捕食者ごとの戦略に依存して定まる示強変数とするならば、戦略が変更されることによってこの相互作用係数は変わる。戦略が変更されることにより相互作用係数が

変わり，そのことによって捕食者，被捕食者間に流れる生物質量流が変わる。

生物質量流が必ず満足しなければならない条件は各ノードでの生物質量流の連続である。完全知識下での捕食系であるならば，実際に採用される捕食者，被捕食者での戦略は事前にプログラム化されており，そのプログラムは各ノードでの生物質量流の連続と事前に保証している。しかし，不完全知識下では事情が異なる。捕食者，被捕食者は自ら採用する戦略を事前に決定することを不可とする。それにも拘らず，戦略の維持，改変と時間の経過と共に遂行して行かなければならない。この過程で満足されなければならないのは各ノードでの生物質量流の連続である。不完全知識下ではこの連続が如何なる戦略を伴いつつ実現されているのかを事前に判明とすることは出来ない。各ノードでの生物質量流の連続が結果として実現される様に捕食者，被捕食者は戦略を選択，決定している。各ノードでの生物質量流の連続は完全知識下では自明な制約でありながら，不完全知識下では能動者としての捕食者，被捕食者が事後において後驗的に実現しなければならない対象となっている。

各ノードにおいて戦略の変更がないとされる場合にはノード間の生物質量流を決める相互作用係数は不変であり、各ノードごとの生物質量流の連続は相互作用係数以外の変数を可変とすることによって実現されなければならない。この相互作用係数以外で変数となるものの典型は各ノードごとの蓄積生物質量である。定数係数のロトカ・ボルテラ方程式はこの場合に相当している。ロトカ・ボルテラ方程式は生物質量流の連続の記述そのものであり、定数係数、あるいは、不変戦略を運動法則として仮定している。この仮定を捕食者、被捕食者ごとの完全知識に擬することによって、各ノードごとの流れの連続は自明となる。しかし、完全知識の仮定、あるいは、それと同等な定数係数の仮定を取り除くならば、運動法則自体の改変が求められることになる。

不完全知識下では各ノードごとの蓄積生物質量と共に相互作用係数も可変となり得る。外部の観測者は生物質量流の連続が各ノードにおいて常に満足されることを観測事実、即ち、後驗事実において確認するが、能動者である捕食者、被捕食者はこの連続が満足される様に自己に基づく戦略を選択、決定している。事後に観測される限りにあつては、如何に短い時間間隔といえども、その間において生物質量流の連続が成

立している。今、あるノードにおいて生物質量流の連続を維持するためにどこかの蓄積生物質量が戦略に依存する相互作用係数のいずれかを変更しなければならない事態が発生した場合には、より速く可変となるものがこの過程を支配することになる。蓄積生物質量の変化は変化の担体を質量としており、その慣性のため質量の変化を伴わない変化に比してより緩慢に進行することになる。もし相互作用係数の変化が質量の変化を伴わないとするならば、相互作用係数の変化がより敏速に進行する。しかも相互作用係数は捕食者、被捕食者が採用する戦略に依存して定まるため、戦略が変化することによってこの係数値は変わる。各ノードにおいて生物質量流の連続を実現するために可変となり、かつ、最も速く応答するのは相互作用係数となる。

完全知識下での捕食系では定数係数の仮定が運動法則となるが、不完全知識下では可変係数の仮定が新たな運動法則となる。相互作用係数を可変とする原因、即ち、捕食者、被捕食者どの戦略も可変とする原因は各ノードでの生物質量流の連続の維持である。不完全知識下であるため、あるノードで戦略が変更されたことを他のノードが知るのは如何に微小時間といえども常に有限時間が経過した事後においてである。

全てのロードで同時に戦略が変更されることを要請することは不可である。各ロード間の連鎖から構成されている捕食ネットワークでは戦略の改変が隣接するロードを介してネットワーク内に経時過程として伝播する。

相互作用係数が可変となる時、係数値の変化は必ずしも連続変化であるとは限らない。非連続変化も可能となる。蓄積生物質量の変化においてはその慣性の故に連続変化を想定することが妥当な仮定となるが、捕食者、被捕食者ごの可能な戦略の集合が離散集合であるとするならば、そこでの変化は対応する相互作用係数に離散変化をもたらし得る。

不完全知識下での捕食者、被捕食者は各ロードにおいて生物質量流の連続を維持するために戦略を可変とするが、捕食者、被捕食者はそれぞれ自らと相手方に対する知識を増加させるにつれ、戦略の変更の仕方を低減して行く。知識が完全となった極限では最早戦略は変更され得ない。しかし、この完全知識の極限が実現されるか否かは不明である。一方、捕食者、被捕食者は時間の経過と共に知識量を増加させて行く。この非可逆性は現在に至るまで選択されて来た戦略系列が可能な戦略系列の内の一つに過ぎず、他の系列は選択されな

かったことを示しているに過ぎない。このことは捕食者、被捕食者が自己に係わる戦略を変更させる際、時間の経過と共に戦略の変更のされ方がより低減される様な仕方で行なわれることを含んでいる。

各ノードで生物質量流の連続を維持するために戦略が変更される時、戦略の変更のされ方が唯一に固定されておらず、多様な中から選択されるとするならば、その選択は戦略の変更のされ方が時間の経過と共に低減される様な仕方での選択である。戦略の変更は捕食者、被捕食者での認識に基づいており、新たな戦略は個々の認識者が限られた認識能力で認識する限りにあいて最早変更を要しないものとして採用されている。認識と整合する戦略、行動が選択されることが要請されている。不完全知識下での選択、決定であるために、戦略変更はネットワーク内に伝播して行かざるを得ないが、個々の戦略の決定においては可能な限り持続し得るものが多様な戦略の中から選択されることになる。

これまでの議論をまとめると次の如くなる。

1. 捕食系において捕食者、被捕食者は捕食のための、

- 捕食を回避するための戦略を可変とする。戦略が可変となる原因は捕食者、被捕食者が自己、及び、相手方に関して完全な知識を持ち得ないことに基いている。
2. 戦略を可変とする物理原因は捕食者、被捕食者ごの生物質量流の連続維持である。捕食者、被捕食者は生物質量流の連続が維持される様に戦略を選択、決定する。
 3. 捕食者、被捕食者はいずれも認識者であると同時に行善者であり、そのため認識と行善の差が減少する様に戦略を定める。即ち、時間の経過と共に戦略の変更され方がより低減されて行く様に戦略が選択されて行く。

これ等の考え方を数理表式を用いて表現することはそれ程困難ではない²⁾。むしろ問題なのはそれの検証である。戦略をまさに可変にしている捕食系を人工環境の下で実現することが出来(例: 藤井による実験)、更に、その戦略の変化の実測が可能となるならば、そのことにより戦略に関する自然選択過程を観測可能な対象と化し得ることになる。1～3で示した見解は自然選択の結果として与えることの出来

る一つの動態過程を示したことになる。

補足

可変戦略を伴う捕食系として捕食者、被捕食者間の種間戦略もこれまで考察して来たが、個々の種を対象とした場合、その種内での戦略に関しては進化安定な戦略が存在するとの指摘が既になされている³⁾。進化安定な種内戦略は、その種を構成するメンバーの各々が自分と相手方の採用する戦略に関してどれ程の知識を保有しているかを問うことなく定まっている。外部の観測者が保有する知識(例: 戦略集合, ρ オフ関数)のみで依存して定まっている。進化安定な状態が実現されている時には、外部観測者の持っている知識を種を構成している各メンバーが共有しているとしても矛盾はない。しかし、進化安定な状態に至る過程では各メンバーが戦略に関してどれ程の知識を持ち得ているかは不明である。

参考文献

1. 藤井宏一, “モデル実験生態系における多様性と安定性について” 京都大学数理解析研究所講究録(1980)
2. K. Matsuno, Int. J. Gen. Syst. 6 (1980), 77.
3. J. Maynard Smith, J. Theor. Biol. 47 (1974), 209.